

О ГЕНЕТИКЕ ПОЛА У КЛУБНИКИ (*F. ELATIOR* EHRL.)

Т. С. Федорова

Род *Fragaria* представляет значительный интерес для изучения на следования и развития пола, поскольку он включает формы с различным половым типом цветка. Имеются виды земляники с чисто гермафродитными цветками (*F. vesca* L., *F. corymbosa* Ehrh.), есть с двух половыми растениями и однополыми цветками (*F. elatior* Ehrh., *F. virginiana* Mill., *F. chiloensis* Ehrh. и др.), а также виды, включающие формы с однополыми и с гермафродитными цветками (*F. grandifolia* Ehrh. и культурная форма *F. elatior*).

По генетике пола у земляники проведено довольно большое число работ. Этой род был в числе объектов исследования одного из основателей учения об определении пола у растений К. Корренса. В числе работ, внесенных существенный вклад в изучение вопросов генетики пола у земляники, следует отметить исследования Ричардсона (Richardson, 1914, 1918, 1920), Валло (Valleau, 1918, 1923), Каммингса и Дженкинса (Cummings a. Jenkins, 1923), Дарроу (Darrow, 1926, 1927), Шимана (Schimann, 1931, 1937, 1943), Н. Я. Федоровой (1935) и др.

Валло (1923) и Корренс (Correns, 1926) изложили основные положения определения пола у земляники и показали, что этот род является пока единственным случаем женской гетерогаметичности у растений. Данные Д. Ф. Петрова и Д. А. Тукая (1937) о гетерозиготности мужского пола у *F. orientalis* не подтвердились в работе Штандт (Standt, 1952).

В роде *Fragaria* имеются три половых типа цветка — женский, мужской и гермафродитный, но генетически их относят к двум типам: гетерогаметичный (женские растения) и гомогаметичный (мужские и формы с гермафродитным цветком).

По Корренсу (1928) генетическая формула пола у земляники следующая: женские формы $AAGGzz\alpha\alpha$ и мужские $AAGGzz\alpha\alpha$, где A — фактор возможности развития андроеца, G — фактор развития гинецея, z — фактор-комплекс (места и времени функционирования A и G), факторы α и γ — реализаторы пола: α — мужского и γ — женского пола, причем $\gamma > \alpha$.

Кун (Kuhn, 1930) предложил модифицировать формулу пола в отношении вторичных гермафродитов следующим образом. При ослаблении силы действия α (α — подавитель женского пола) до нулевой потенции ($\alpha \rightarrow \alpha_0$) у генетически мужских форм ($\alpha_0\alpha_0$) возможно развитие женских органов — цветок становится гермафродитным. От скрещивания таких гермафродитных форм с раздельнополыми мужскими ожидаются только мужские потомки, если $\alpha > \alpha_0$; от скрещивания женских с гермафродитными — женские и мужские.

Раздельнополость и двудомность у земляник детерминирована достаточно четко, и наследование полов идет в соответствии с теоретически ожидаемым соотношением 1 : 1. При скрещивании раздельнополых форм с гермафродитными картина более сложная. Каммингс и Дженкинс в потомстве от скрещивания в пределах гермафродитных форм *F. grandiflora* и самоопыления их вновь получали в основном гермафродитные формы. При скрещивании форм с несовершенными цветками (очевидно, женскими) с совершенными (гермафродитными) в потомстве также получены женские и гермафродитные.

Это говорит о том, что сорта крупноплодной земляники с женским цветком не обладают способностью подавления гермафродитизма. Однако в работе Мангельсдорф и Ист (Mangelsdorf a. East, 1927) при скрещивании *F. virginiana* (♂) × *F. elatior* (♀) в потомстве были получены женские и чисто мужские формы и к тому же стерильные. В данном случае можно говорить о подавлении гермафродитного состояния, т. е. доминировании реализатора мужского пола. Сходная картина наблюдалась в многолетней работе Лилиенфельд (Lilienfeld, 1936) по изучению пола у межвидовых гибридов разнохромосомных видов *F. elatior* ($n = 21$) и *F. nipponica* ($n = 7$). Хотя последний вид имеет гермафродитные цветки, но его гибриды F_1 с *F. elatior* состояли из женских и мужских растений. Только в F_2 и последующих поколениях в небольшом количестве высевались гермафродитные растения разной степени фертильности. Анализ генетики этого явления был сильно затруднен тем, что автор имел дело с отдаленными гибридами. Появления гермафродитных форм автор объясняет тем, что у клубники (раздельнополый вид) только в одном геноме из трех содержится реализаторы пола, остальные два генома несут гермафродитную тенденцию.

Очень трудным моментом в решении вопроса о наследовании гермафродитного типа цветка у клубник является разная степень фертильности цветка. Дело в том, что разные половые формы цветка (женские и мужские) являются по существу формами, где генетически детерминирована крайняя степень стерильности: у женских цветков — мужская, у мужских — женская, у гермафродитных цветков может быть частичная стерильность по женской или мужской линии. Наряду с генетической детерминацией пола (односторонней крайней степенью стерильности) возможно возникновение стерильности в силу генетических перестроек, не связанных прямо с определением пола. Эта перестройка морфологически и функционально может дать также один из половых типов цветка.

Вид *F. elatior* считается наиболее строго двудомным (Valleau, 1923; Kuhn, 1930 и др.), однако среди культурных форм известны сорта с гермафродитными цветками. Таким сортом является Миланская — старый сорт, который с успехом используется в посадках как опылитель для сортов клубники с однополыми женскими цветками. Задачей нашей работы являлось изучение генетики гермафродитизма у сорта Миланской. Изучение этого вопроса интересно с точки зрения выяснения путей возникновения вторичного гермафродитизма. Установление того, с какими генетическими перестройками связано это превращение, может пролить свет и на эволюцию генетики пола у высших растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве исходного материала были взяты полученные из коллекции Всесоюзного института растениеводства сорта-клоны клубники (*F. elatior* Ehrh.) Шпанка и Миланская. Эти два сорта четко различают-

ся по функциональному типу и морфологии цветка; различными у них являются также тип куста, тип листа и характер роста. Сорт Шпанка представлен двудомными растениями, у нас в коллекции имелись только женские растения, сорт Миланская имеет гермафродитные цветки.

В работе проводилась система скрещивания сортов-клонов между собою и сеянцев, полученных от этих скрещиваний. Сеянцы от внутрисортных и межсортных скрещиваний, полученные от посева семян, взятых с ягод сортов, мы будем условно обозначать G_1 (первый пересев-генерация), сеянцы от посева семян, взятых с растений G_1 , будем обозначать G_2 (второй пересев). Потомства от самоопыления как общепринято — I_1 и I_2 и т. д.

Сорт Шпанка (гетерогаметичные женские растения) использовался в скрещиваниях с сортом Миланская как материнская форма. Гибриды от этих скрещиваний (G_1) скрещивались между собою и вновь скрещивались с сортом Миланская (G_2). От сорта Миланской (гомозиготная форма) получено потомство от самоопыления (I_1), от внутрисортного скрещивания (G_1). Как материнская форма Миланская была использована в возвратных скрещиваниях с гибридами Шпанки с Миланской.

Основной задачей работы являлось изучение особенностей строения цветка, наследование этого признака мы проследили в последующих поколениях. В 1953 г. были высажены растения первого пересева (G_1), для дальнейшего материала высаживались в 1954, 1955 и 1956 гг. Таким образом, первые пересевы от клонов мы имели на протяжении нескольких лет. Потомство от G_1 и I_1 , т. е. G_2 и I_2 , было получено в 1958 г. За каждым растением велось наблюдение в течение 3—4 месяцев, при этом учитывался морфологический и функциональный тип цветка. О функциональном (физиологическом) типе цветка судили по количеству ягод при свободном опылении и самоопылении и по результатам скрещиваний сеянцев с заведомо фертильной но женской линии формой. Качество пыльцы изучалось индикаторным методом.

Прежде чем перейти к изложению основных результатов по изучению типа цветка, кратко охарактеризуем условия получения гибридных семян и некоторые морфологические особенности сеянцев.

Завязываемость семян при скрещиваниях и их прорастание. При внутривидовых скрещиваниях у многих наших сортов клубники завязываемость семян хорошая — на ягоде различается до 100—150 штук. При самоопылении самоплодного сорта Миланской, особенно при условии искусственного распределения пыльцы по рыльцам цветка, сеянцы также образуются довольно хорошо до 50—100 штук (Фадеева и Кутузова, 1960). Прорастание семян двух изучаемых сортов имеет ряд особенностей. Прежде всего семена у клубники обладают фракционной всхожестью, поэтому для ускорения их прорастания проводилась предпосевная обработка — стратификация. Стратификация семян во влажном песке при температуре 3—4° в течение 1,5—2 месяцев заметно стимулирует прорастание и лучше сохраняет жизнеспособность семян.

Сорт Шпанка с раздельнополыми цветками образует в основном полноценные сеянцы, прорастающие сравнительно дружно и дающие высокий процент прорастания. У сорта Миланской на ягоде образуется значительное количество неполноценных семян, так что общий процент прорастания всегда заметно ниже, чем у Шпанки. Кроме того, у Миланской большая растянутость всходов: семена, посеянные без стратификации, нередко прорастают в течение года. На это обстоятельство интересно обратить внимание в связи с тем, что предположительно сорт Миланская произошел от форм генетически мужских.

Морфологические особенности сеянцев. Сеянцы сортов Миланской и Шпанки первого пересева показали значительное разнообразие по морфологическим и биологическим признакам в сравнении с исходным сортом-клоном. Размер и тип куста у сеянцев приближались к типу растений материнского сорта.

По морфологии цветка исходные сорта заметно различаются. У растений сорта Миланской цветки гермафродитные, последние цветки в соцветии нередко оказываются физиологически мужскими. У сорта Шпанка цветки женские с небольшими стаминодиями, пыльца в них не образуется. Гермафродитные и мужские цветки сорта Миланской несколько крупнее женских цветков сорта Шпанка: средний диаметр гермафродитных $30,0 \pm 0,1$ мм, женских — $23,7 \pm 0,08$ мм (учеты 1955 г.). Форма венчика у женских и мужских также несколько различна. У женских цветков венчик блюдцевидной формы с округлыми лепестками

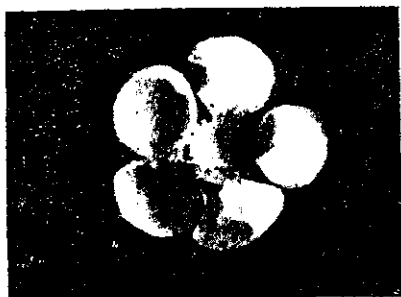


Рис. 1. Морфология цветка клубники.
а — женский цветок сорта Шпанка; б — гермафродитный цветок сорта Миланской

(рис. 1а), у гермафродитных и мужских венчик более развернутый с лепестками треугольной формы, основание лепестка оттянуто, край лепестка слегка волнистый (рис. 1б). Среди сеянцев того и другого сорта встречались растения с относительно крупными женскими цветками и относительно мелкими мужскими, все же в среднем и у сеянцев мужские цветки крупнее ($30,0$ мм) женских ($24,5$ мм). У сеянцев так же как у сортов цветки различались по морфологии венчика. В тех случаях, когда на одном и том же гермафродитном растении развивались и гермафродитные и женские цветки (нередкое явление фенотипического характера), женские цветки приобретали морфологию венчика женского цветка, а не гермафродитного, присущего всему растению (рис. 2а и 2б).

Количество abortивной пыльцы у клубники довольно велико. По учетам 1957 г., у сорта Миланской процент abortивной пыльцы колебался от 15 до 30%, у сеянцев Миланской этот процент различен у разных растений, но в среднем он довольно велик, т. е. $24,5 \pm 1,0$. Интересно отметить, что у сеянцев раздельнополого сорта Шпанка пыльца по качеству лучше: abortивной пыльцы меньше ($18,7 \pm 0,6\%$), чем у Миланской.

Итак, по морфологическим и биологическим признакам растения-сеянцы сильно различались между собою, но это разнообразие признаков в равной мере было присуще мужским, женским и гермафродитным растениям. Нам не удалось отметить признаков, ограниченных полом, за исключением морфологии цветка, хотя изучали мы большое количество



а



б

Рис. 2. Сеянец сорта Миланской, имеющий гермафродитные и женские цветки.
а — общий вид растения; б — деталь рисунка: гермафродитный и женский цветок на одном соцветии сеянца.

признаков. Заметное разнообразие форм в семенном потомстве и редкое появление форм, хотя бы приближенно повторяющих сорт по хозяйственно ценным признакам, сочетающих в себе устойчивость плодоношения, величину и форму ягод, размер и форму цветоноса и др., говорит о том, что сорт-клон сам по себе является сложной гетерозиготной формой.

ПОЛОВОЙ ТИП ЦВЕТКА У ГИБРИДОВ С МАТЕРИНСКОЙ ФОРМОЙ СОРТ ШПАНКА

У гибридов от скрещивания сорта Шпанка (♀) с сортом Миланская (♂) в G_1 отмечено значительное разнообразие по морфологическому типу цветка. В первый год цветения (сеянцы зацвели только на третий год жизни, в 1955 г.) имелись не только растения с женскими цветками и растения с мужскими цветками, но и формы, сочетающие несколько морфологических типов цветка, а также растения с гермафродитными цветками (табл. 1). Мужские и гермафродитные цветки были

Таблица 1

Половой тип цветка у гибридов G_1 от скрещивания Шпанка × Миланская.
Посев 1953 г.

Завязываемость ягод	Число растений с цветками по морфологии						Всего
	♀	♂	♀♂	♂♀	♂♂♀	♀♂♂	
Полная	8	—	—	—	1	—	9
Частичная	30	—	2	1	—	1	34
Не завязывается	1	2	11	31	1	1	49
Всего	39	2	13	34	2	2	92

крупными и с заметно разросшимся цветоносом, так что по морфологии их трудно было отличить. По завязываемости ягод цветки, однако, четко разделились на две группы: 1) завязывающие ягоды — женские и 2) не дающие ягод — мужские и гермафродитные (физиологически мужские). Однако небольшая часть растений с гермафродитными и мужскими цветками все же завязывала ягоды. Семянки с этих ягод были собраны и высеяны в довольно большом количестве (около 300 штук), но ни одного выхода не было получено. Следовательно, эти растения имели физиологически мужские цветки (субандрогисты).

Таким образом, в потомстве от скрещивания Шпанки и Миланской получены физиологически мужские и женские растения. Второй, третий и четвертый годы цветения полностью подтвердили наблюдения первого года; следует только отметить, что в последующие годы было меньшее разнообразие по морфологии цветка, и мужские цветки в меньшей степени походили на гермафродитные.

Скрещивания Шпанки и Миланской проводились повторно в течение ряда лет. Наблюдения 1956 г. за сеянцами от этих скрещиваний подтвердили ранее полученные данные (табл. 2). В количественном отношении число мужских и женских растений у G_1 (первого пересева) полностью совпадает с теоретически ожидаемым, т. е. весьма близко к соотношению 1 : 1 (табл. 1 и 2).

Итак, наши наблюдения показали, что в потомстве от скрещивания женских и гермафродитных растений полностью отсутствовали функ-

ционально гермафродитные формы. В соответствии со схемой Корренса это может быть объяснено тем, что реализатор мужского пола, присутствующий у женских гетерогаметичных особей, подавляет гермафродитизм: реализатор мужского пола α доминирует над реализатором гермафродитизма α_0 .

Таблица 2

Половой тип цветка у гибридов G_1 разных лет посева от скрещивания сортов Шпанки и Миланской

Год посева	Число растений с цветками (по морфологии)			Всего
	♀	♂	♀	
1954	131	122	21	274
1955	105	97	4	206
Всего	236	219	25	480
Теоретический ряд	240	240	1	481
P	4	1		
χ^2	0,06	0,005		0,02
P'				0,94

Подобную картину наблюдали и другие исследователи, так же уже было сказано, но при скрещивании других видов и мутантов для промежуточных скрещиваний. В нашей работе мы имели дело со скрещиванием двух сортов, принадлежащих к одному виду.

Результаты от скрещивания семян гибридов между собой оказались весьма неожиданными, они не соответствовали нашим теоретическим предположениям. Исходя из литературных данных и результатов, полученных от скрещивания сортов-клонов G_1 , мы предполагали, что женские растения сорта Шпанка $\gamma\alpha$ несут реализатор мужского пола α , который в скрещиваниях с гермафродитными формами подавляет аллельный фактор гермафродитизма α_0 , присутствующий у Миланской. В результате этого в G_1 мы получили женские растения с генотипической формулой $\gamma\alpha_0$ и мужские по генотипу $\alpha\alpha_0$. Скрещивание их между собой $\gamma\alpha_0 \times \alpha\alpha_0$ должно было дать следующие генотипы: женские растения — $\gamma\alpha$ и $\gamma\alpha_0$, мужские растения — $\alpha\alpha_0$ и гермафродитные — $\alpha_0\alpha_0$, т. е. соотношение 2:1:1. Однако в потомстве от этого скрещивания мы вновь получили только женские и мужские растения (табл. 3). Растения с гермафродитным цветком типа Миланской не были обнаружены. Единичные растения с морфологически гермафродитным цветком оказались физиологически мужскими.

Обращает на себя внимание тот факт, что в потомстве от скрещиваний значительно меньше мужских растений, чем женских: в первой семье на 156 ♀ : 90 ♂ и ♀, т. е. 63% и 37%. Это соотношение достоверно отличается от ожидаемого 1:1 ($\chi^2 = 18$, $P < 0,0001$) и значительно ближе к соотношению 2 ♀ : 1 ♂ ($\chi^2 = 1,17$, $0,15 < P < 0,31$). В потомстве семей 2 и 3 от свободного опыления также заметно недостает мужских растений, среднее по этим потомствам достоверно отличается от теоретического 1:1. Эти результаты дают дополнительный материал для суждения о генетической природе гермафродитизма.

Меньшее количество одного из полов в нашей работе может быть результатом различных причин. Это может быть связано, во-первых, с гаметической селекцией — преимущественным образованием женских га-

4. При скрещивании гибридов-сеянцев Шпанки ($G_1 \times G_1$) между собою в потомстве получены только мужские и женские растения; вопреки теоретически ожидаемому, здесь отсутствуют сеянцы с гермафродитными цветками.

Исходя из результатов скрещивания, мы можем предварительно следующим образом представить себе наследование гермафродитизма у этих сортов.

Первое предположение о ненаследовании гермафродитизма при семенном размножении легко проверить экспериментально — сеянцы сорта Миланской в этом случае должны быть только мужскими. Наряду с этим можно сделать другое предположение: гермафродитизм рецессивен по отношению к мужскому полу, но одновременно он является полифакторным признаком, осуществляющимся лишь при определенной, редко встречающейся комбинации факторов. Последнее вытекает из того, что в потомстве G_1 и G_2 мы не обнаружили гермафродитных растений типа Миланской. Это может быть результатом высокой полифакторности: редкая комбинация факторов, осуществляющая гермафродитный тип, просто у нас не встретилась, хотя теоретически можно было ожидать ее появления.

Изменение количественного соотношения в потомстве $G_1 \times G_1$, преобладание женских растений и отсутствие ожидаемого числа гермафродитных форм дает основание сделать еще одно предположение. Можно допустить, что гермафродитизм Миланской является свойством, связанным в реализации не только с определенной комбинацией ядерных факторов, но и с цитоплазмой. В плазме сорта Миланской генотип aa_0a_0 реализуется как гермафродитный тип цветка, в плазме родственного сорта Шпанка — не реализуется. Для выяснения реальности этих предположений следует обратиться к результатам, полученным при изучении сеянцев сорта Миланской.

ПОЛОВОЙ ТИП ЦВЕТКА У СЕЯНЦЕВ С МАТЕРИНСКОЙ ФОРМОЙ СОРТА МИЛАНСКАЯ

Изучение сеянцев Миланской проводилось одновременно с изучением сеянцев Шпанки. Первый посев проведен также в 1953 г. и на каждом растении — сеянцем G_1 наблюдения велись 3—4 года. Повторные посевы семян от скрещивания проведены в 1954, 1955 и 1956 гг.

Сеянцы G_1 Миланской от внутрисортных опылений имели гермафродитный тип цветка и морфологически и функционально (табл. 4). Этот факт ясно опровергает первое высказанное нами предположение о ненаследовании гермафродитизма у Миланской при семенном размножении.

По морфологическому типу цветка растения различались между собою: встречались растения, несущие гермафродитные и мужские цветки, гермафродитные и женские (см. рис. 2), и растения со всеми тремя типами. Это разнообразие было наибольшим в первый год цветения, в 1955 г.

Функциональный (физиологический) тип цветка устанавливали по завязываемости ягод при свободном и самоопылении. По морфологии различие между гермафродитными и мужскими цветками выявляется недостаточно четко, поэтому более надежным путем определения типа цветка являлось его функционирование. По завязываемости ягод растения настолько различались между собою, что мы условно делили их по степени завязываемости на три группы. К первой группе относили растения, у которых все цветки в соцветии дают ягоды, ко второй — растения,

у которых последние цветки соцветия ягод не завязывают, и к третьей — растения, не завязывающие ягод.

Это деление хотя и условно, так как количественные градации устанавливаются недостаточно четко, но тем не менее дает представление о степени фертильности гинецея и функциональном типе цветка. Сеянцы Миланской выращивались ежегодно сравнительно немного (вследствие плохой всхожести семян и сравнительно слабой жизнеспособности сеянцев), но и среди этого небольшого числа сеянцев ежегодно наблюдалась сходная картина по степени завязываемости (табл. 4). Большая часть сеянцев (G_1 (63,6%)) завязывала ягоды частично, 32% сеянцев имели полную завязываемость и незначительная часть сеянцев в 1-й год цветения совсем не завязывала ягод, т. е. растения эти функционально были мужскими.

Таблица 4

Половой тип цветка у сеянцев Миланской от внутрисортных скрещиваний (G_1) в первый год цветения

Группы	Число растений с цветками						Число растений с разной завязываемостью ягод			всего
	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	G_6	полной	частичной	не завязывала	
1	41	8	1	15	8	7	38	66	4	108
2	15	2	—	8	—	—	15	31	3	49
3	—	—	—	—	—	—	10	47	3	70
Итого	176	10	1	23	8	7	73	144	10	227
Среднее	78,4	4,4	0,1	10,0	2,52	1,28	32,0	63,6	4,4	100

На второй год цветения количество мужских растений относительно увеличилось, не в счет того, что растения, в первый год цветения относившие во вторую группу, на второй год не дали завязывания и поэтому были причислены к третьей группе. В остальных растениях сохранили тот же тип завязывания. Этот факт дает нам основание считать, что вариативность завязываемости является не только следствием модифицирования, а главным образом, результатом генетической обусловленности.

Исходя из разнообразия в степени завязываемости ягод, которое дали сеянцы Миланской, можно принять, что сорт Миланская является гетерозиготным по факторам фертильности гинецея. Наличие большого количества (не менее 3-х) фенотипических групп и полученные числовые отношения их дают основание предполагать, что здесь мы имеем дело с гетерозиготностью не менее чем по двум факторам фертильности. Если обозначим эти факторы F и H , то генотип сорта Миланской будет $FfHh$, т. е. сорт гетерозиготен по двум факторам фертильности и несет аллельный реализатору α фактор α_0 с ослабленной потенцией, реализующий мужской пол только при рецессивном состоянии факторов фертильности. При внутриклоновом (внутрисортном) скрещивании Миланской тогда ожидается расщепление по фенотипу и генотипу в соответствующем отношении (табл. 5). Из этих расчетов вытекают теоретически ожидаемые соотношения расщепления по степени завязываемости ягод (расщепление по фенотипу).

Таблица 5

Теоретически ожидаемые генотипы по фертильности гинеев и их соотношение в потомстве от внутрисортных скрещиваний Миланской

Генотипы	Число генотипов	Завязываемость	Величина фенотипических классов	
			в стандартных расщеплениях	в %
$\sigma_1\sigma_2FFHh$ $\sigma_1\sigma_3FFHh$ $\sigma_2\sigma_3FFHh$	1 2 2	Полная	1 (1)	31,25 (25)
$\sigma_1\sigma_2FfHh$ $\sigma_1\sigma_3FfHh$ $\sigma_2\sigma_3FfHh$	1 4 2	Частичная		
$\sigma_1\sigma_2ffHh$ $\sigma_1\sigma_3ffHh$ $\sigma_2\sigma_3ffHh$	1 2 2	Фенотипически не различимы		
$\sigma_1\sigma_2ffh$	1	Полная стерильность	1 (1)	3,125 (3,75)

Результаты наблюдения представляют собой удивительное по первому году цветения совпадение. События, столь сходные с теоретически ожидаемым расщеплением 3:1. Однако при этом надо учитывать различия между типичным «мужским» и «женским» типом расщепления по этому критерию. Именно поэтому, тем не менее, мы считаем, что в данном случае мы имеем дело с расщеплением по одному критерию. Изучение данных этого поколения также подтверждает гетерозиготность сорта Миланской по признаку фертильности гинеев и подтверждает вывод о формировании у сорта Миланской

Таблица 6

Сравнение экспериментальных данных степени фертильности гинеев у семян Миланских (G_1) с теоретически ожидаемым расщеплением

Год посева	Число растений, появившихся в потомстве							
	полной		частичной		полной стерильности		всего	
	число	%	число	%	число	%	число	%
1955	38	35	66	61	4	3,7	108	100
1957	35	29,6	78	65,2	5	4,2	118	100
Всего	73	32	144	63,5	10	4,1	227	100
Теоретический ряд	70,98		141,81		14,18		227	
D	+2,02		+2,16		-4,38			
t	0,4		0,43		1,17			

Достоин внимания тот факт, что в 1-й год цветения отмечено было меньшее число мужских растений, чем во 2-й год цветения, т. е. в 1-й год цветения часть генетически мужских растений фенотипически выглядела как гермафродитные. Очевидно, фенотипическое выражение признака стоит в тесной зависимости от условий выращивания, возможно, и онтогенетического возраста растений.

К этому заключению нас подводит другой факт — особенности семян I_1 . Сеянцы I_1 по морфологическим признакам (величине ягоды

и др.) часто не уступали сеянцам по степени завязываемости ягод. Генетически те и другие сеянцы должны быть сравнительно одинаковыми, так как для скрещивания использовался клон, выделенный нами в 1953 г. из сорта Миланской. Тем не менее результаты по G_1 и I_1 заметно различны. В I_1 только очень небольшое число растений — 3,6% полностью завязывало ягоды, заметно большей является группа растений, не завязывающих ягод (δ) — 9%, подавляющее число растений отнесли к группе с частичной завязываемостью. Очевидно, этот результат связан с условиями более строгого инцухтирования, которое приводит, как правило, к некоторому снижению жизнеспособности особей I -поколений. Объединение близких между собою гамет, образовавшихся в одном цветке, дает зиготу менее жизнеспособную, что отражается и на развитии фертильности гинцея. Таким образом, результаты по I_1 подтверждают гетерозиготность растений Миланской по факторам фертильности и в то же время демонстрируют разный характер функционирования генов в зиготах разной жизнеспособности.

Среди сеянцев Миланской от второго пересева G_2 вновь имелись растения с гермафродитными и растения с мужскими цветками. В разных семьях соотношение групп завязываемости различное, но общее число сеянцев невелико и трудно говорить о расщеплении в семьях. Но следует обратить внимание на то, что заметно возросла группа растений, завязывающих ягоды (24%), т. е. увеличилось число растений со стерильным гинцеем.

Выводы по результатам скрещиваний, где сорт Миланская был взят в качестве материнской формы, могут быть сформулированы таким образом:

1. В семенном потомстве сорта Миланской G_1 , G_2 , I_1 , I_2 получены растения с гермафродитным типом цветка, т. е. этот тип цветка у Миланской наследуется при семенном размножении.

2. Сеянцы имели в основном гермафродитный цветок, но обнаружены различия по степени фертильности гинцея, что дало основание предполагать наследственную гетерозиготность сорта Миланской по факторам фертильности гинцея.

3. Мужские растения выделялись в небольшом количестве как редкий комбинант при полигенном расщеплении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги исследований, остановимся на вопросе генетики вторичного гермафродитизма у клубники. В роде земляник наряду с однополыми двудомными формами сохранились первично гермафродитные (диплоидные земляники), а также вторично возникли в процессе селекции на однополых гермафродитные формы. Таким сортом, возникшим от однополых форм, является сорт Миланская с гермафродитными цветками. В нашей работе при скрещивании женских растений двудомного сорта с гермафродитными цветками были получены в первом пересеве (G_1) только мужские и женские растения. Это дало основание предполагать, что гермафродитный тип рецессивен по отношению к мужскому ($\alpha > \alpha_0$). Однако простая схема определения гермафродитного и мужского типа у клубник на основе аллельных отношений α и α_0 -реализаторов не объяснила результаты, полученные в G_2 : в G_2 не выделялись ожидаемые гермафродитные формы. Это заставило предложить более сложную генетическую систему определения гермафродитного состояния, чем та, которая существовала в литературе и была положена нами в основу исследований.

Внутрисортные скрещивания в пределах сорта Миланской и результаты самоопыления этого сорта показали высокую гетерозиготность сорта по факторам фертильности гинецея и полифакториальность состояния гермафродитизма. Возможно, гермафродитизм Миланской определяется удачной комбинацией факторов фертильности гинецея в сочетании с измененным геном α -реализатором. Такая генетическая структура Миланской предполагает появление гермафродитных форм в G_2 с меньшей вероятностью, чем при первом допущении. При первом допущении в G_2 ожидается соотношение $2\delta:1\delta:1\phi$, во втором, в случае допущения гетерозиготности по двум факторам фертильности, ожидаемое соотношение — $2.93\phi:1.93\delta:1\phi$.

Все же вероятность появления гермафродитных форм довольно велика, однако в скрещиваниях сорта Шпанки с сортом Миланская функциональных гермафродитов нет. Отсутствие их дает основание полагать или еще более высокую полифакториальность признака гермафродитизма или, наряду с этим, допустить какое-либо изменение реализации. Отсутствие гермафродитных форм в G_2 и недостаточное сравнение с ожидаемым числом особей мужского или гермафродитного пола дает основание допустить в комбинацию части генов, определяющих реализацию как генов гермафродитного типа, так и генов, реализующих реализацию рецессивных и аллелей раздельнополого сорта. Подобная ситуация может быть объяснена обратным скрещиванием с сортом Шпанка на сорт Миланская (табл. 1, стр. 4). Если в первом допущении, когда только мужские и гермафродитные формы являются реализаторами, то в сорте Шпанки в силу рецессивной реализации и при скрещивании их с Миланской в качестве материнской формы могут быть только женские, способные реализоваться (в плазме гермафродитного сорта) как гермафродиты. Этот результат показал бы, что гермафродитный тип определяется ядерными элементами, но результаты того же скрещивания, определенного как гермафродит, зависят от типа цитоплазмы.

Однако возможно, что результаты скрещивания сортов Миланской и Шпанки дадут иной результат — все сеянцы могут быть мужскими формами. Этот результат заставит нас предположить, что гермафродитизм Миланской наследуется лишь через плазму, но реализатор мужского пола и подавляет эту способность плазмы. Расщепление по степени фертильности гинецея среди сеянцев Миланской тогда следует объяснить «расщеплением» плазмы. Эти две гипотезы мы оставляем как возможные.

Таким образом, возврат от раздельнополого состояния ко вторичному гермафродитизму, произошедший в процессе селекции у клубники, осуществлялся, очевидно, сложными путями. Представление о простом аллельном отношении реализаторов α и α_0 , определяющих мужской — гермафродитный тип, оказались у клубники недостаточными для объяснения наследования пола. При возврате к гермафродитизму в изменении вовлекаются как ядерные структуры, так и плазма, и лишь баланс комплекса измененных ядра и плазмы реализует состояние гермафродитизма, повторно возникшее в эволюции рода.

ВЫВОДЫ

1. Результаты скрещиваний сортов клубники Шпанка и Миланская с разным половым типом цветка не подтвердили предположений, высказанных в литературе, об определении гермафродитного типа цветка на основе простого аллельного отношения реализаторов пола (γ , α и α_0).

2. Значительное разнообразие сеянцев сорта Миланской по степени завязываемости ягод и семян показало высокую гетерозиготность сорта Миланской по факторам фертильности гинецея.

3. Отсутствие гермафродитных форм во втором пересеве (от скрещивания сеянцев сортов-клонов между собою) дало основание полагать, что в определении гермафродитного типа цветка у изученных сортов принимают участие не только ядерные, но и плазмменные элементы.

ON THE GENETICS OF SEX IN THE STRAWBERRY (*FRAGARIA ELATIOR* EHRH.)

T. S. Fadeyeva

The results of experimental studies of the hermaphrodite flower of *Fragaria elatior* Ehrh. (Milan variety) are described. This variety was shown to be highly heterozygous with respect to the factors controlling the fertility of gynaecium. The results of crosses of forms with bisexual (Milan variety) and unisexual (Shpanka variety) flowers suggest that not only the nucleus, but the plasma as well participates in the determination of the hermaphroditic type of flower. The problem is discussed of the elementary genetic processes that have determined the reversion of some forms of strawberries to the secondary hermaphroditism.

ЛИТЕРАТУРА

- Петров Д. Ф. и Д. А. Тукан. 1937. Докл. АН СССР, 16, 9: 465—466.
Фадеева Т. С. и В. Б. Кузусва, 1960. Тр. Петергоф. Биол. ин-та, 18: 133—146.
Федорова. Н. Я. 1935. Тр. прикл. бот. ген. и сел. «Соц. раст.», сер. А., 15: 101—110.
Correns C. 1926. Zs. ind. Abst. u. Vererbgs., 41: 5—33.
Correns C. 1928. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Handb. Vererbungswissenschaft, 2: 1—138.
Cummings M. B. and E. M. Jenkins. 1923. Vermont agric. experim. stat. Burlington bull., 232: 1—35.
Darrow G. M. 1926. J. hered., 16: 193—204.
Darrow G. M. 1927. J. agric. res., 34, 5: 393—411.
Kuhn E. 1930. Züchter, 1: 2—11.
Lilienfeld F. A. 1936. Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ., 38. Genet. ser., No 5: 1—58.
Mangelsdorf A. J. and E. M. East. 1927. Genetics, 12: 307—339.
Richardson C. W. 1914. J. genetics, 3: 171—177.
Richardson C. W. 1918. J. genetics, 7: 167—170.
Richardson C. W. 1920. J. genetics, 10: 39—46.
Schiemann E. 1931. Geschlechts- und Artkreuzungsfragen bei *Fragaria*. Bot. Abhandl., 2: 18.
Schiemann E. 1937. Zs. ind. Abst. u. Vererbgs., 73, 2: 375—390.
Schiemann E. 1943. Die Flora; neue Folge, 37, 1/2.
Standt G. 1952. Zs. ind. Abst. u. Vererbgs., 84: 361—416.
Valleau W. D. 1918. J. agric. res., 12, 10: 613—670.
Valleau W. D. 1923. Amer. j. bot., 10: 259—274.